文章编号：0454-6296（2000）增刊-0131-06

各型桃蚜触角感器的比较研究

张 峰，张钟宁*
（中国科学院动物研究所 农业虫鼠害综合治理国家重点实验室，北京 100080）

摘要：该文对桃蚜 *Myzus persicae*（Sulzer）各型触角感器进行了比较研究。扫描电镜观察结果表明桃蚜具有钟形感器、毛形感器、原生感觉圈和次生感觉圈 4 种类型的触角感器。桃蚜各型触角感器的最大差异主要表现在次生感觉圈上，雄蚜、雌性母和有翅孤雌蚜具有次生感觉圈，雌性蚜、干母和无翅孤雌蚜无；但雄蚜具有的次生感觉圈数目多于雌性母和有翅孤雌蚜，且不仅仅分布在触角第 3 节，第 4、5 节也有分布。本文探讨了桃蚜触角感器在化学生态学上的功能作用，各型触角感器的差异与桃蚜寄主选择、迁移及交配行为的关系，并进一步分析了桃蚜触角感器的性二型现象。

关键词：桃蚜；触角感器；外部形态；扫描电镜
中图分类号：Q96.964 **文献标识码**：A

桃蚜 *Myzus persicae*（Sulzer）是危害十字花科及茄果类蔬菜、烟草、桃、李等多种经济植物的重要害虫，其生活周期为异寄主侨迁式，存在多型现象：干母、有翅孤雌型、无翅孤雌型、性母、雌性蚜与雄蚜[1]。早期的研究工作认为嗅觉在秋季桃蚜种群的寄主转移过程中不起作用[2,3]。但是，越来越多的行为试验和触角电生理实验结果表明：桃蚜触角上存在识别植物挥发性物质、蚜虫报警信息素和性信息素的嗅觉受体细胞[4~8]。

触角是蚜虫的重要感觉器官，主司嗅觉作用，感受外界的化学信息。蚜虫的触角感器与蚜虫的迁移、寄主转移和信息素调控等行为密切相关[9]。有关蚜虫触角感器显微结构的研究已有报道，但是，这些工作多是单纯的形态结构描述[10~14]，除豌豆蚜和大豆蚜以外[15,16]，未见与本研究相类似的报道。

本文主要是针对桃蚜不同型的触角感器作一全面的比较研究，阐明不同型桃蚜触角感器的差异，并进一步探讨该差异与其寄主选择、迁移及交配行为的关系以及桃蚜触角感器的性二型现象。

1 材料和方法

1.1 供试虫源

基金项目：北京市自然科学基金资助项目（6972013）
*通讯作者
收稿日期：1999-10-10；修订日期：1999-11-10

桃蚜雄蚜、雌性蚜和雌性母于 1998 年秋季采自北京市西郊四季青果园的桃树 *Prunus persica* 上。干母和有翅孤雌蚜于 1999 年春季采自北京市农林科学院果林所桃园的桃树上。无翅孤雌蚜于 1999 年夏季采自北京市清华大学附近的甘蓝 *Brassica oleracea* 上。

1.2 扫描电镜观察

先用缓冲液充分清洗蚜虫数次，然后放入碘化钾液中浸泡数天，每天换液 2 次。取出后用重蒸水清洗，剪下触角，自然干燥，离子溅射仪喷金，日立 S-2360N 扫描电镜观察。

2 结果

扫描电镜（SEM）观察结果表明，桃蚜的触角有钟形感器、毛形感器、原生感觉圈和次生感觉圈 4 种类型的触角感器。

2.1 钟形感器（Campaniform sensillum）

在触角梗节顶端的背侧面有一个钟形感器（图版Ⅰ：1），其表皮呈半球状突起，中央部分形似纽扣，周围有一圈清晰的厚壁边缘。有翅孤雌蚜钟形感器的直径为（4.6±0.7）μm，无翅孤雌蚜的为（5.0±0.8）μm。

2.2 毛形感器（Trichoid sensillum）

毛形感器是一类在桃蚜各型中普遍存在的感受器，其明显分为两种类型。第一种类型（Type Ⅰ）（图版Ⅰ：1）沿着触角基部一直分布到第六节原生感觉圈，毛状。桃蚜各型中该类型感受器的基部直径和长度分别是：雄蚜，（1.5±0.2）μm，（11.8±1.9）μm；雌性蚜，（1.2±0.1）μm，（9.0±1.1）μm；雌性母，（1.7±0.3）μm，（12.6±1.7）μm；干母，（2.6±0.2）μm，（21.1±3.6μm；有翅孤雌蚜，（1.9±0.3）μm，（11.0±1.4）μm；无翅孤雌蚜，（2.1±0.3）μm，（11.5±2.3）μm。

第二种类型（Type Ⅱ）（图版Ⅰ：5）生长在触角的顶端，为 4 根短而粗的钝毛。桃蚜各型中该类型感受器的基部直径和长度分别是：雄蚜，（1.4±0.2）μm，（6.4±0.9）μm；雌性蚜，（1.3±0.3）μm，（4.4±0.6）μm；雌性母，（1.3±0.1）μm，（5.1±0.4）μm；干母，（1.5±0.5）μm，（5.5±0.3）μm；有翅孤雌蚜，（1.3±0.3）μm，（5.8±1.1）μm；无翅孤雌蚜，（1.4±0.3）μm，（5.4±0.5）μm。

2.3 原生感觉圈（Primary rhinarium）

原生感觉圈有两个，分别在第 5 节和第 6 节上。在桃蚜各型中，原生感觉圈的组成和结构是相同的。第 5 节上的原生感觉圈（图版Ⅰ：4）是单个的板形感器（placoid sensillum）。第 6 节上的原生感觉圈由 2 个板形感器和 4 个腔锥形感器（coeloconic sensillum）组成（图版Ⅰ：2）。由表皮形成的指状突起环绕在原生感觉圈的周围，这些突起具有保护功能，防止不需要的颗粒进入。

雄蚜触角第 5 节上原生感觉圈的直径（14.0±0.9）μm，雌性蚜（15.3±2.0）μm；雌性母（15.7±3.3）μm；干母（15.4±2.6）μm；有翅孤雌蚜（18.9±2.1）μm；无翅孤雌蚜（15.5±2.1）μm。

2.4 次生感觉圈（Secondary rhinarium）

桃蚜的有翅型成蚜在第 3 节上具有次生感觉圈（图版Ⅰ：3，6～8）。这一点与无翅型的

雌性蚜、干母和无翅孤雌蚜不同，后者触角上无次生感觉圈。即使在有翅型中，次生感觉圈的分布、数量和大小也存在明显差异。雌性母的次生感觉圈（图版Ⅰ：3）只分布在第3节上，直径（11.7±2.2）μm，共有11个。有翅孤雌蚜的次生感觉圈也只分布在第3节上，直径（10.7±2.1）μm，共有12个。但雄蚜的次生感觉圈（图版Ⅰ：6～8）不仅分布在第3上，其第4、5两节上也有分布，且数目较前两者的明显增多，第3节17～26个，第4节20个，第5节8个；雄性蚜次生感觉圈的直径较前两者的明显减小，为（6.9±1.1）μm。

次生感觉圈在结构上也是板形感器,与第5节原生感觉圈的大的板形感器相似,但缺少由表皮形成的指状突起。例外的是,雄性蚜5节的部分次生感觉圈也存在指状突起(图版Ⅰ:8)。这种现象并不特殊,*Macrosiphum euphorbiae* 有翅蚜第3节的次生感觉圈也有类似现象[12]。

3　讨论

尽管进化上的特化使得蚜虫触角的感觉系统并不复杂，但足以满足其基本的感受需求，如触觉、嗅觉等。而且，已有越来越多的田间试验和室内行为实验结果表明嗅觉在蚜虫化学生态学中的作用[17]。

钟形感器被认为是内感器，其功能是感受鞭节运动时产生的压力[12,14]。当蚜虫感受外界化学信息时，其触角会从静息状态变为搜寻状态，触角不停地旋转、摇动。这就会刺激钟形感器获得触角的位置信息，以保证触角上的其它化学感受器处在正确的空间位置更好地感受外界信息[14]。如同甘蓝蚜、豌豆蚜、苹果蚜、*Macrosiphum euphorbiae*、*Nasonovia ribis-nigri* 和 *Pemphigus bursarius*[12,14,15]，本文也证实了桃蚜触角上存在钟形感器。

已有的研究表明 Type Ⅰ毛形感器和 Type Ⅱ毛形感器存在结构和功能上的差异[10,14]。本文的扫描电镜观察结果也显示了这两种感器在外部形态方面的不同。Type Ⅰ 毛形感器不仅分布在蚜虫触角上，还分布在身体表面[14]。Type Ⅰ毛形感器属于机械感受器，有触觉功能[14]。很重要的一点，Type Ⅰ毛形感器似乎能够感受其它昆虫的接触，这有利于其防御天敌的进攻[14,18]。Type Ⅱ毛形感器只生长在蚜虫触角顶端，一般是4根，如桃蚜；但也有例外，Calaphis betulaecoleus 的为5根[15]。Type Ⅱ毛形感器属于化学感受器，具有味觉和机械感觉双重功能，特别是近距离感受植物叶片表面[9,14]。当蚜虫在植物表面行走时，其触角不断接触植物表面，通过 Type Ⅱ毛形感器获得植物适合取食的信息[9,12]。行为实验和电生理研究表明，Type Ⅱ毛形感器对蚜虫拒食剂——(-)-蓼二醛起反应[17,19～21]。因此，Type Ⅱ毛形感器在蚜虫选择合适的寄主植物取食部位的过程中起重要作用[21]。

通过扫描电镜观察，桃蚜各型在原生感觉圈的结构和组成方面没有任何差异。实际上，在蚜虫各龄期，原生感觉圈的结构和组成也是相同的[9]。这就有可能暗示着各型的原生感觉圈在化学感受功能上相同。原生感觉圈是蚜虫感受报警信息素的主要部位，但大豆蚜、豌豆蚜和茄无网蚜的第3节的次生感觉圈也有一定作用[16,22,23]。桃蚜感受报警信息素的部位只是第6节的原生感觉圈[6,22]。电生理记录结果表明原生感觉圈还能感受植物挥发性物质[16,24～27]。

次生感觉圈的超微结构研究显示其具有化学感受功能[13]，行为和单细胞记录表明次生感觉圈是雄蚜感受性信息素的部位[8,28,29]，有翅孤雌蚜的次生感觉圈还能够感受植物挥发性次

生物质[17]。而值得注意的一个生物学现象是，次生感觉圈只在成蚜中出现，有翅蚜具有较多数目的次生感觉圈，无翅蚜数目较少甚至于无[9]。有翅蚜和无翅蚜的这种差异就可能表明，次生感觉圈在蚜虫迁移、寄主选择和交配行为的过程中起一定作用[13,17]。本文的观察结果也表明，桃蚜各型触角感器的最大差异主要表现在次生感觉圈上：有翅型桃蚜具有次生感觉圈，无翅型（雌性蚜、干母和无翅孤雌蚜）则无；有翅型中又有明显不同，雄蚜具有的次生感觉圈数目多于雌性母和有翅孤雌蚜，且分布广泛。根据原生感觉圈和次生感觉圈的嗅觉功能，结合桃蚜生活史及生物学特性，我们可以推知，在桃蚜有翅型的迁移和寄主选择过程中，次生感觉圈发挥重要的作用，而在无翅蚜的扩散过程中，原生感觉圈起作用；雄性蚜在第3、4、5节上增加的大量次生感觉圈，除感受植物挥发性物质以外，还可用于感受雌性蚜分泌的性信息素，在雌雄虫的交配行为中起重要作用。

昆虫触角的性二型现象是非常普遍的，雌雄个体之间的差异表现在触角的大小、感器的类型、感器的数目及嗅觉细胞的反应等[30]。而这种差异是一系列选择压力造成的[31]。由于雌雄虫在取食栖境、寄主选择或交配吸引方面的不同，就使得它们的嗅觉感器的数目相差很大，如蝗科与蟋螽科的昆虫，雄虫触角的嗅觉感器明显多于雌虫，其中大部分种类是雌虫释放性外激素吸引雄虫；而当两性个体被相同的气味吸引时，与此相关的触角感器就相似，如接触化学感受器[31]。本文也证实了这一点，桃蚜触角的性二型现象表现在雄性蚜和雌性蚜之间次生感觉圈的有无，这与雄性蚜利用次生感觉圈进行冬寄主植物选择以及感受雌性蚜释放的性信息素有关；而在对其它化学物质（如报警信息素）的相同感受上，与此相关的触角感器无差异，如 Type Ⅰ 毛形感器和原生感觉圈。

致谢 动物研究所中心实验室甘雅玲、李文浩和李世文老师协助完成扫描电镜观察，于延芬先生帮助拍摄照片，谨此致谢。

参 考 文 献 (References)

[1] 张广学，钟铁森．中国经济昆虫志．第二十五册，同翅目，蚜虫类（一）．北京：科学出版社．1983，1～387

[2] Broadbent L. The grouping and overwintering of *Myzus persicae* (Sulz.) on *Prunus* species. Annals Appl. Biol., 1949, 36: 334～340

[3] Kennedy J S, Booth C O, Kershaw W J S. Host finding by aphids in the field. I. Gynoparae of *Myzus persicae* (Sulzer). Annals Appl Biol., 1959, 47: 410～423

[4] Tamaki G, Butt B A, Landis BJ. Arrest and aggregation of male *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). Ann. Entomol. Soc. Amer., 1970, 63: 955～960

[5] Visser J H, Piron P G M, Hardie J. The aphid' s peripheral perception of plant volatiles. Entomol. Exp. Appl., 1996, 80: 35～38

[6] 张钟宁，涂美华，杜永均等．桃蚜对［反］-β-法尼烯的行为及电生理反应．昆虫学报，1997，40（1）：40～44

[7] 耿文军，向余劲攻，张钟宁．蚜虫性信息素的田间引诱蚜虫试验．昆虫知识，1997，34（5）：295～297

[8] Dawson G W, Griffiths D C, Merritt L A *et al*. Aphid semiochemicals——a review, and recent advances on the sex pheromone. J. Chem. Ecol., 1990, 16: 3 019～3 030

[9] Anderson M, Bromely A K. Sensory systems. In: Aphids——Their Biology, Natural Enemy and Control. eds. by Minks, A. K. & Harrewijn, P. Vol. 2A. Amsterdam/New York: Elsevier, 1987, 153～162

[10] Slifer E H, Sekhon S S, Lees A D. The sense organs on the antennal flagellum of aphids (Homoptera), with special refer-

ence to the plate organs. Q. J. Microsc. Sci., 1964, 105: 21～29

[11] Wang C-H, Huber F. Morphorlogical study of the aphid antennae of *Aphis nerii* Boyer (Homoptera: Aphididae). I. Flagellar sensilla. Bulletin of the Institute of Zoology, Academica Sinica (Taipei), 1976, 15: 47～46

[12] Dunn J A. Antennal sensilla of vegetable aphids. Ent. Exp. & Appl., 1978, 24: 348～349

[13] Bromely A K, Dunn J A, Anderson M. Ultrastructure of the antennal sensilla of aphids. I. Coeloconic and placoid sensilla. Cell Tissue Res., 1979, 203: 427～442

[14] Bromely A K, Dunn J A, Anderson M. Ultrastructure of the antennal sensilla of aphids. Ⅱ. Trichoid, chordotonal and campaniform sensilla. Cell Tissue Res., 1980, 205: 493～551

[15] Shambaugh G F, Frazier J L, Castell E M *et al*. Antennal sensilla of seventeen aphid species (Homoptera: Aphidinae). Int. J. Insect Morphol. & Embryol., 1978, 7 (5/6): 389～404

[16] 杜永均，严福顺，唐　觉. 大豆蚜触角嗅觉感器结构及其功能. 昆虫学报，1995，38 (1)：1～7

[17] Pickett J A, Wadhams L J, Woodcock C M *et al*. The chemical ecology of aphids. Ann. Rev. Entomol., 1992, 37: 67～90

[18] Dixon A F G. The escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid *Adalia decempunctata* (L.). Trans. R. Entomol. Soc. Lond., 1958, 110: 319～334

[19] Powell G, Hardie J, Pickett J A. Effects of the antifeedant polygodial on plant penetration by aphids, assessed by video and electrical recording. Entomol. Exp. Appl., 1993, 68: 193～120

[20] Powell G, Hardie J, Pickett J A. Responces of *Myzus persicae* to the repellent polygodial in choice and non-choice video assays with young and mature leaf tissue. Entomol. Exp. Appl., 1995, 74: 91～94

[21] Powell G, Hardie J, Pickett J A. Behavioural evidence for deception of the repellent polygodial by aphid antennal tip sensilla. Physiol. Entomol., 1995, 20: 141～146

[22] Nault L R, Edwards L J, Styer W E. Aphid alarm pheromone: secretion and reception. Environ. Entomol., 1973, 2: 101～105

[23] Wholers P, Tjallingii W F. Electroantennogram responses of aphids to the alarm pheromone (E)-β-farnesene. Entomol. Exp. Appl., 1983, 33: 79～82

[24] Bromley A K, Anderson M. An electrophysiological study of olfaction in the aphid *Nasonovia ribis-nigri*. Ent. Exp. Appl., 1982, 32: 101～110

[25] Dawson G W, Griffiths D C, Pickett J A *et al*. Plant-derived synergists of alarm pheromone from turnip aphid, *Lipaphis* (*Hyadaphis*) *erysimi* (Homoptera, aphididae). J. Chem. Ecol., 1987, 13: 1 663～1 671

[26] Nottingham S F, Hardie J, Dawson G W *et al*. Behavioral and electrophysiological responses of aphids to host and nonhost plant volatiles. J. Chem. Ecol., 1991, 17: 1 231～1 242

[27] Campbell C A M, Pettersson J, Pickett J A *et al*. Spring migration of damson-hop aphid, *Phorodon humuli* (Homoptera: Aphididae), and summer host plant-derived semiochemicals released on feeding. J. Chem. Ecol., 1993, 19: 1 569～1 576

[28] Pettersson J. An aphid sex attractant. Ⅱ. Histological, ethological and comparative studies. Entomol. Scand., 1971, 2: 81～93

[29] Marsh D. Responses of male aphids to the female sex pheromone in *Megoura viciae* Buckton. J. Entomol., 1975, A, 50: 43～64

[30] Steinbrecht R A. Functional morphology of pheromone-sensitive sensilla, In G. D. Prestwich and G. J. Blomquist (eds) Pheromone Biochemistry. Academic Press, New York. 1987, 353～384

[31] Chapman R F. Chemoreception: the significance of receptor numbers. Adv. Insect Physiol. 1982, 16: 247～356

Comparative study on the antennal sensilla of various forms of *Myzus persicae*

ZHANG Feng, ZHANG Zhong-ning
(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Scineces, Beijing 100080, China)

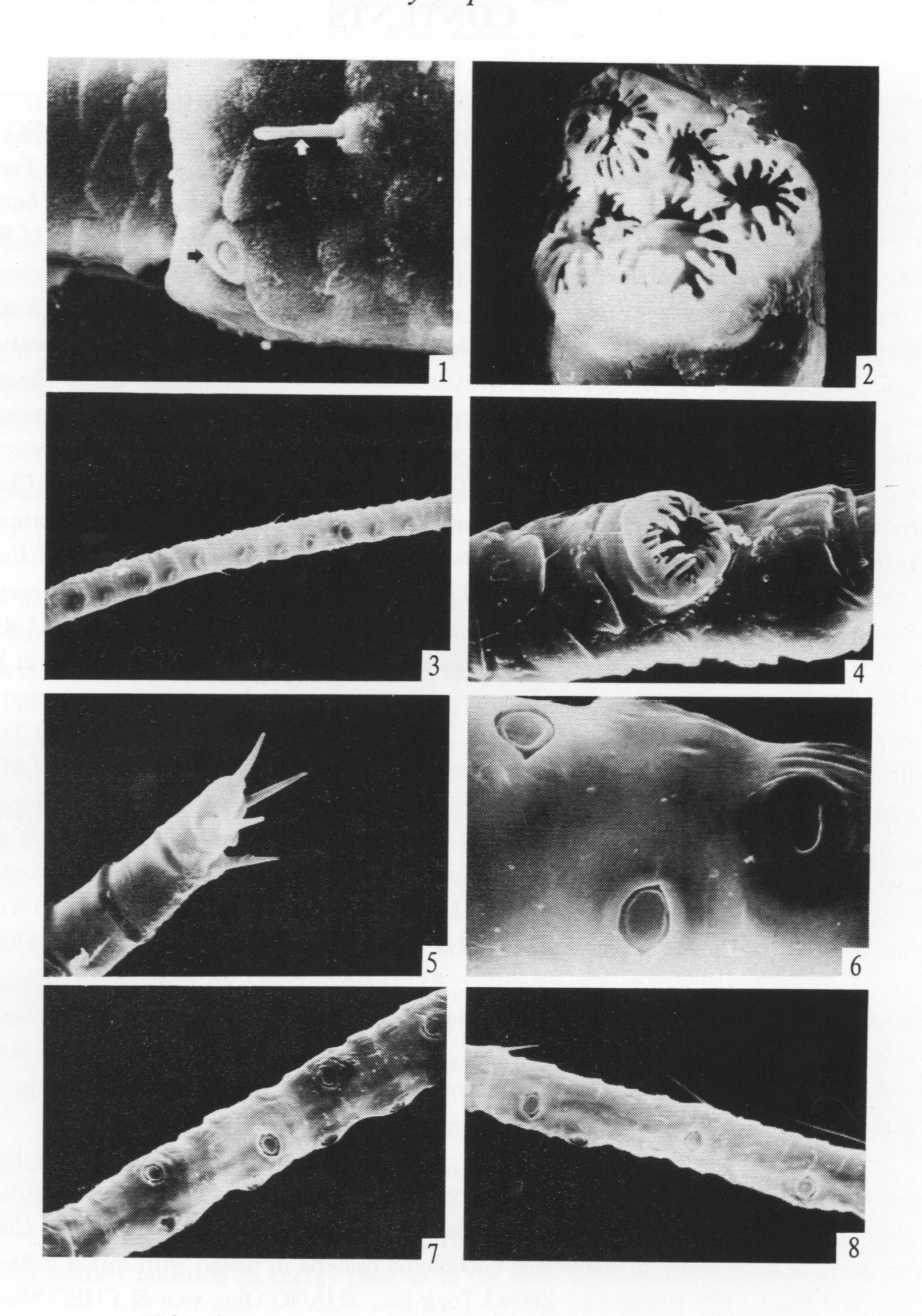
Abstract: A comparative study on the antennal sensilla of various forms of *Myzus persicae* is undertaken. Scanning electron microscopy revealed four kinds of antennal sensilla, campaniform sensillum, trichoid sensillum, primary and secondary rhinarium. A major difference between various forms of *M. persicae* lies in the abundance of secondary rhinaria. Male, gynopara and alate virginopara possess secondary rhinaria, ovipara, fundatrix and apterous virginopara have none. Nevertheless, male aphids have more numbers of secondary rhinaria than gynoparae and alate virginoparae, and the sensilla are found not only on the 3rd antennal segment, but also on the 4th and 5th segments of males. The role of antennal sensilla in chemical ecology of peach aphid and the differences between various forms of peach aphid in correlation to migration, host selecting and mating behavior are discussed, sexual dimorphism in the antennae of *M. persicae* is also discussed.

Key words: *Myzus persicae*; antennal sensilla; morphology; scanning electron microscopy

图版说明 (Explanation of Plates)

图版Ⅰ (Plate Ⅰ)

1. 桃蚜有翅孤雌蚜触角梗节示钟形感器 (➡) 和毛形感器 (⬆) Pedicel of alate virginopara of *Myzus persicae*, note campaniform sensilla (➡) and Type Ⅰ trichoid sensilla (⬆) ×2 000
2. 桃蚜有翅孤雌蚜第6节原生感觉圈 Primary rhinarium on 6th segment of alate virginopara ×3 000
3. 桃蚜雌性母触角第3节次生感觉圈 Secondary rhinaria on 3rd segment of gynopara ×300
4. 桃蚜雌性蚜触角第5节原生感觉圈 Primary rhinarium on 5th segment of ovipara ×2 000
5. 桃蚜雄蚜触角顶端的毛形感器 Type Ⅱ trichoid sensilla at tip of flagellum of male *Myzus persicae* ×2 500
6. 桃蚜雄蚜第3节次生感觉圈 Secondary rhinaria on 3rd segment of male ×2 500
7. 桃蚜雄蚜第4节次生感觉圈 Secondary rhinaria on 4th segment of male ×800
8. 桃蚜雄蚜第5节次生感觉圈 Secondary rhinaria on 5th segment of mal ×800



图版说明见文后（Explanation at the end of the text）